

**Éléments d'analyse de la structure
des populations et de l'évolution
d'une espèce rudérale pantropicale,
Phyllanthus urinaria L. (*Euphorbiaceae*).**

**1. Étude du polymorphisme de l'entité
P. urinaria et premier essai de classification¹**

R. HAÏCOUR

Résumé : Sur les bases d'une analyse morphologique et morphogénétique, les divers taxons constituant l'entité *Phyllanthus urinaria* L. ont été classés dans deux sous-ensembles, caractérisés par l'ornementation de la graine et la forme du hile : celui des Spirales (S) et celui des Radiaires (R). Ils comprennent chacun des diploïdes et des tétraploïdes ce qui permet de définir 4 unités systématiques distinctes (50 S, 100 S, 50 R et 100 R). Dans chacune de ces unités, la variabilité morphologique est relativement faible sauf pour les 50 R chez lesquels, en particulier, les formes dressées (50 R1) diffèrent nettement de celles à port sub-horizontale (50 R2).

La variabilité phénotypique n'est pas la même dans les différentes parties du globe. C'est dans le Sud-Est asiatique qu'elle est la plus importante bien que les diverses populations de ces régions soient constituées d'individus morphologiquement semblables. Lorsqu'on s'éloigne de cette zone considérée comme centre d'origine, la proportion des Radiaires croît très fortement. Dans les régions intertropicales d'Afrique et d'Amérique où ce *Phyllanthus* se développe, seuls des Radiaires à port dressé ont été trouvés à ce jour. Les différentes populations ne sont alors distinguables entre elles qu'à l'aide de tests quantitatifs. La confrontation génétique des diverses unités ainsi détectées révèle qu'il existe des barrières de reproduction, qui se manifestent avec une importance variable selon le type de croisement réalisé.

Les apports des études morphologiques, cytologiques et génétiques conduisent à une classification originale des divers taxons du *P. urinaria*, ainsi qu'à un essai de filiation de ces derniers qui confirment et précisent la classification préalablement établie. Une confirmation supplémentaire est apportée par de multiples analyses biométriques. Celles-ci montrent, de plus, que la variation de la surface foliaire relative du système couplé feuille — entre-nœud, correspond à un mécanisme adaptatif conférant à certains génotypes une grande souplesse écologique.

Summary : On the basis of a morphological and morphogenetic analysis, the various taxons constituting the *Phyllanthus urinaria* L. entity were classified in two sub-sets, characterised by the ornamentation of the seed and the shape of the hilum : that of the Spiraled (S) and that of the Radiated (R). They both include diploids and tetraploids, which allow to define 4 distinct systematic units (50 S, 100 S, 50 R, and 100 R). In

1. La 2^e partie de ce travail sera publiée dans le prochain fascicule de cette revue (tome 6, n° 2, 1984).

each of these units, morphological variability is relatively low, except for the 50 R in which, particularly erect forme (50 R1) are distinctly different from those exhibiting sub-horizontal behaviour (50 R2).

The phenotypic variability is different from one region to another. It is greatest in southeast Asia, although the various populations in these regions are made up of morphologically similar individuals. Further away from this zone, considered as center of origin, the rate of Radiated-type increase greatly. In the intertropical regions of Africa and America where this *Phyllanthus* grows, only erect type R have been found until now, but then, the various populations may only be distinguished from each other through quantitative tests. Genetic confrontation of the various units thus detected reveals that there exist reproduction barriers, which are more or less manifest depending on the type of cross.

The various contributions brought by morphological, cytological and genetic studies lead to an original classification of the various taxons of *P. urinaria* and also to a filiation attempt which confirms and defines the previously established classification. Another confirmation is added by multiple biometric analyses. The latter moreover show that variation in relative foliar area of the leaf — internode couple system, corresponds to an adaptative mechanism which grants to certain genotype a great ecological flexibility.

Robert Haïcour, Laboratoire de Botanique II, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, Bât. 360, 91405 Orsay Cedex, France.

Le genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées) comprend, d'après LEANDRI (1958) et WEBSTER & ELLIS (1962), plus de 700 espèces réparties dans les zones tropicales et subtropicales. La haute spécialisation architecturale de ses espèces, la diversité morphologique, la variété des types biologiques ainsi que la dispersion actuelle de ces plantes sont des caractéristiques qui existent chez d'autres Euphorbiacées. Compte tenu de ces observations on considère généralement que ces plantes ont une origine relativement récente : crétacé inférieur d'après HOLM-NIELSEN (1979) ou crétacé moyen d'après MANGENOT, G., BANCILHON & MANGENOT, S. (1977).

La morphologie, la morphogenèse, la caryologie des *Phyllanthus* ont déjà fait l'objet de nombreux travaux. Ces études, qui ont fait avancer la connaissance de ce genre, ont permis, en outre, d'aborder une série de problèmes dont l'intérêt biologique débordé du cadre de ces végétaux. Les travaux de ROUX (1968) et BANCILHON (1969-1971) sont particulièrement significatifs à cet égard. Ils ont permis d'apporter des éléments originaux sur les corrélations existant au niveau de l'organisme intégré, et l'évolution de ces corrélations au cours de la morphogenèse du végétal.

Par ailleurs, de nombreuses espèces du genre ont été utilisées dans les pays tropicaux, en médecine vernaculaire, afin de traiter en particulier des infections d'origine microbienne (DE LANESSAN, 1885 ; BAILLON, 1891-1894 ; PLANCHON & COLLIN, 1896 ; TERRAC, 1947 ; BALLY, 1937 ; VIDAL, 1959 ; DECARY, 1966 ; BOUQUET, 1969). Cette pratique empirique repose sur des propriétés réelles : en effet, nous avons pu montrer que les extraits de nombreux *Phyllanthus* possédaient un pouvoir bactérioinhibiteur (HAÏCOUR, 1971). L'analyse plus précise des extraits de *P. urinaria* montre que cette propriété est vraisemblablement liée à la présence de substances du groupe des tanins hydrolysables (NOZERAN & HAÏCOUR, 1974 ; HAÏCOUR, 1975).

Notre travail s'insère dans l'étude générale des *Phyllanthus* ; il a plus particulièrement pour objectif de donner les éléments concernant la structure et l'évolution de ce que les systématiciens ont groupé sous le vocable *P. urinaria*, et de quelques espèces affines.

Le choix de cette plante a été guidé par divers éléments qui la désignent comme un bon matériel pour l'expérimentation. Outre sa grande variabilité phénotypique, elle possède de fortes capacités d'enracinement favorisant la constitution de clones, des cycles courts et une répartition ordonnée de ses fleurs diclines, permettant la réalisation d'une expérimentation génétique. De plus, cette plante rudérale herbacée est très largement répartie dans le monde. Grâce aux prospections réalisées par divers botanistes et aux exsiccata du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, nous avons pu disposer de nombreux échantillons provenant de diverses régions intertropicales (Viet-Nam, Afrique occidentale et équatoriale, Madagascar, Amérique centrale et méridionale, Caraïbes...).

Notre travail comporte trois volets. Dans un premier temps, nous avons effectué une analyse globale morphologique et morphogénétique du phénotype dont les résultats, couplés avec ceux d'une investigation sur le caryotype, débouchent sur une première classification originale des différents taxons étudiés. La validité de celle-ci a ensuite été éprouvée lors d'une étude génétique réalisée à l'aide de nombreux croisements. Enfin, l'étude biométrique du phénotype confirme et précise ce classement et apporte, de plus, des informations sur la sélection des formes par le climat et, en liaison avec ceci, sur l'existence, chez certains taxons, de systèmes de régulation.

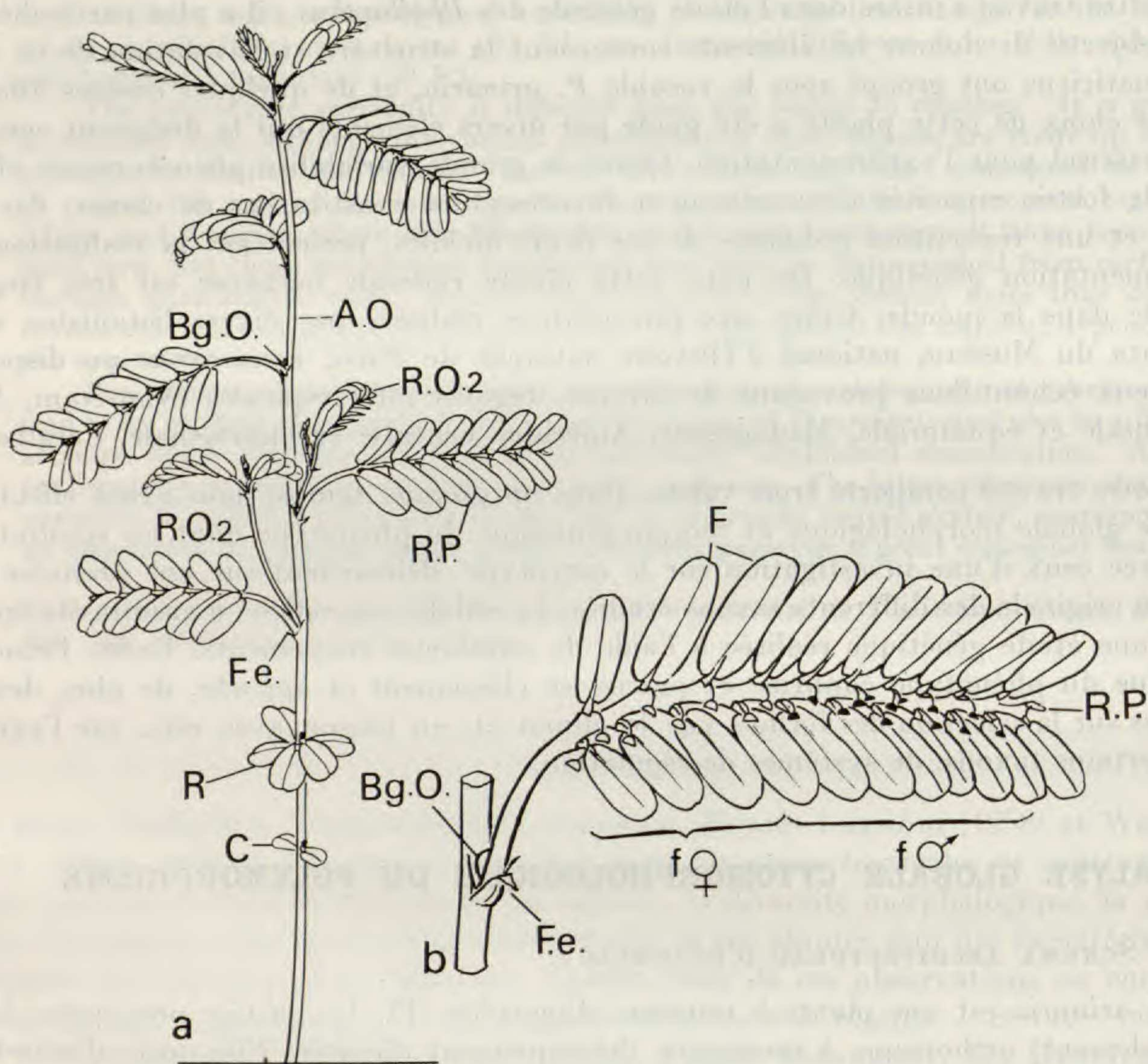
I. ANALYSE GLOBALE CYTOMORPHOLOGIQUE DU POLYMORPHISME

1. SCHÉMA ARCHITECTURAL D'ENSEMBLE

P. urinaria est une plante à rameaux dimorphes (Pl. 1). La tige principale (A.O) est (généralement) orthotrope, à croissance théoriquement illimitée. Elle porte d'abord deux cotylédons (C), puis une rosette (R) composée de 5 à 7 feuilles assimilatrices, enfin des feuilles écailleuses (F.e.) ou « cataphylles » disposées suivant une phyllotaxie au $2/5^e$. A l'aiselle de ces dernières, on trouve 2 bourgeons, un à développement immédiat à l'origine d'un axe plagiotrope (R.P.) à croissance limitée, portant des feuilles assimilatrices (F) dont le nombre est relativement prévisible dans des conditions écologiques données. Le nombre de ces feuilles est fonction du génotype, et de la position du R.P. sur la plante. Les rameaux plagiotropes portent également des fleurs diclines. Les ♀ (f♀) sont situées à l'aiselle des premières feuilles apparues sur le R.P., c'est-à-dire celles qui sont le plus proche de l'axe orthotrope. Les fleurs ♂ (f♂) occupent les aisselles suivantes. Enfin, à l'extrémité du rameau, on trouve, en nombre plus ou moins important, des aisselles vides.

Le second bourgeon (Bg.O.), à développement différé, donne un axe orthotrope secondaire (R.O.2). Celui-ci présente un comportement plus ou moins proche de celui de l'axe principal.

Enfin, il convient de signaler un détail curieux ; *P. urinaria* se comporte comme une espèce sensitive réagissant aux chocs, aux variations de lumière, d'humidité et dont les feuilles prennent alors une position de veille. Autour de ce schéma général du *P. urinaria*, il existe de nombreuses variations.



Pl. 1. — *Phyllanthus urinaria* L. : **a**, schéma d'ensemble d'un jeune individu ; **b**, détail d'un fragment de tige avec un rameau plagiotrope florifère. A.O = axe orthotrope principal ; R.O.2 = axe orthotrope secondaire ; Bg.O. = bourgeon latent se développant en R.O.2 ; R.P. = axe plagiotrope ; C = cotylédon ; R = rosette de feuilles assimilatrices ; F.e. = feuille écailleuse ; F = feuille assimilatrice ; f♀ = zone à fleurs ♀ ; f♂ = zone à cymes ♂. (Pour la clarté du schéma les pédicelles des fleurs ♂ et ♀ ont été considérablement allongés, ces fleurs étant en réalité presque sessiles).

2. DESCRIPTION DU POLYMORPHISME MORPHOLOGIQUE ET MORPHOGÉNÉTIQUE

Dans la nature, le *Phyllanthus urinaria* se développe généralement dans les groupements anthropogènes, sous forme de petites populations constituées d'individus apparemment homogènes. Manifestement, ces dernières ont pour origine une semence (ou un nombre restreint de graines) apportée là par hasard. L'individu qui en est issu est le point de départ, évidemment par autofécondation, de la population qui va grandir à la faveur soit d'autres autofécondations, soit de croisements forcément consanguins, soit de phénomènes d'apomixie. Nous verrons ultérieurement que ce dernier mode de reproduction agamosperme ne peut pas, en fait, être retenu.

Cependant, ces populations peuvent être morphologiquement très différentes les unes

des autres. Pour étudier ce polymorphisme, des investigations ont porté sur l'architecture générale des plantes, sur les feuilles, sur les organes reproducteurs (fleurs, pollen, fruits et graines). Nous ne mentionnerons dans cet article que les éléments en majorité qualitatifs qui ont permis une analyse globale du phénotype. Les aspects quantitatifs seront abordés lors de l'étude biométrique du phénotype.

Appareil végétatif

Architecture

On trouve chez *P. urinaria* des plantes à port dressé et d'autres à port sub-horizontale dont les axes orthotropes ont tendance à s'enraciner au contact du sol. Selon les populations considérées, les ramifications orthotropes secondaires sont plus ou moins nombreuses et plus ou moins développées, ce qui confère à certaines un aspect plus ou moins touffu.

Nous avons cherché à savoir si ce polymorphisme morphologique se traduisait éventuellement au niveau anatomique. Notre démarche s'appuyait sur le fait que BANCILHON (1972) a montré, chez les axes plagiotropes de certains *Phyllanthus* et en particulier chez *P. urinaria*, l'existence d'une bilatéralisation de la vascularisation des rameaux à développement immédiat, liée à la plagiotropie. Nous pouvions envisager que des situations comparables puissent être mises en évidence chez les ramifications orthotropes présentant un port sub-horizontale. Nos investigations ont montré qu'il n'en était rien. On ne peut donc pas discriminer des groupes systématiques à l'aide de ce type de caractère.

Feuilles

A l'intérieur de groupes pourtant très ressemblants en ce qui concerne les autres caractères végétatifs, on note dans des conditions écologiques données des différences portant :

- sur la taille des feuilles assimilatrices ; elles peuvent être grandes ($> 200 \text{ mm}^2$) ou petites ($< 15 \text{ mm}^2$) ;
- sur leur nombre ; selon les taxons considérés, on peut en trouver, sur un R.P. de niveau donné, de 7 à 42 ;
- sur leur teinte ; certaines sont vert clair, d'autres vert foncé, les dernières étant fréquemment chargées d'anthocyanes.

La forme des feuilles assimilatrices est également une caractéristique taxonomique pour un R.P. de rang donné. Elles peuvent être ellipsoïdes ou plus ou moins arrondies.

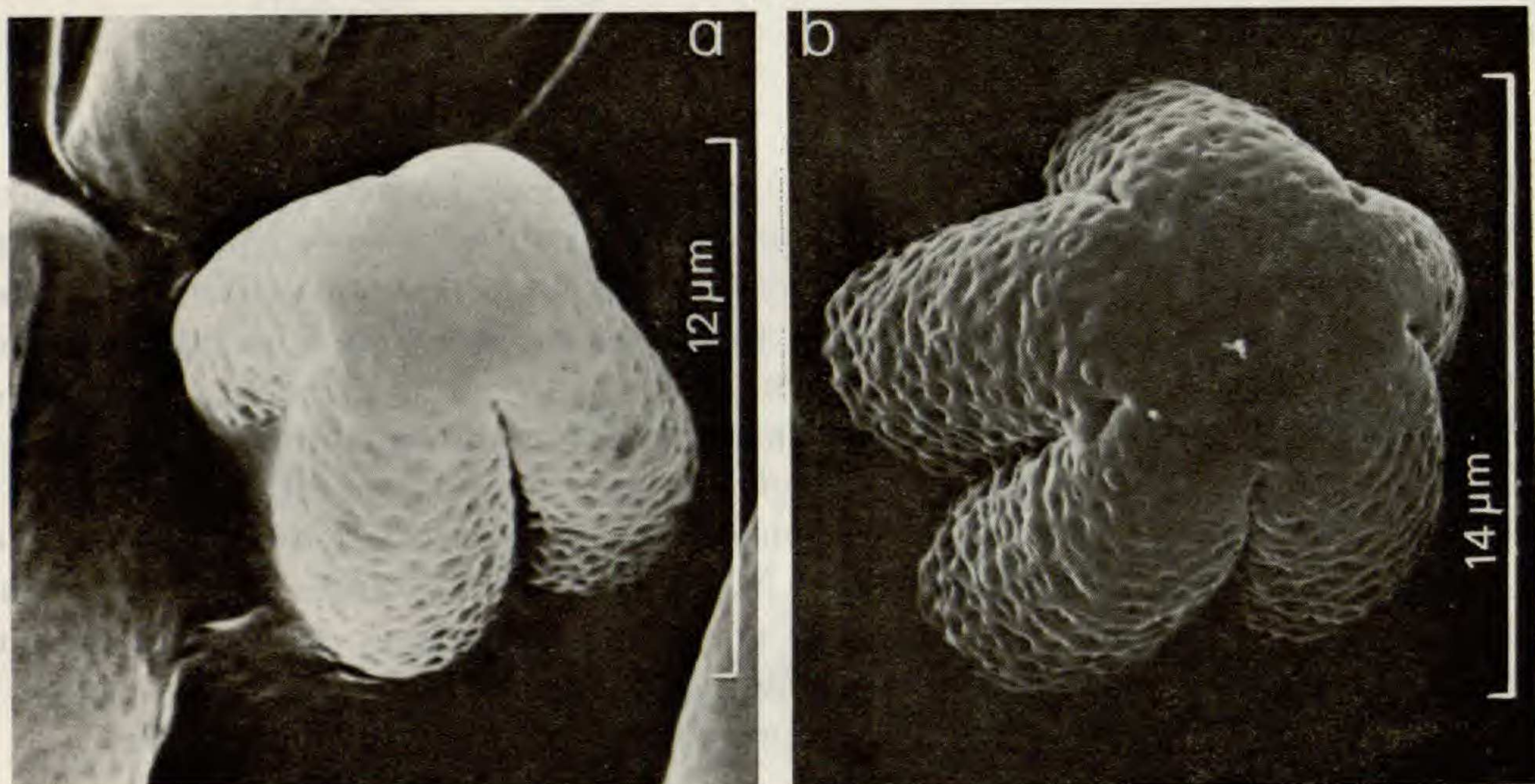
Appareil reproducteur

Fleurs

Chez *P. urinaria*, la forme et la répartition des fleurs, déjà étudiées par BANCILHON (1971), sont homogènes dans les diverses populations. On peut noter quelques différences au niveau des sépales des fleurs ♀ : ils sont plus ou moins glabres (ROSSIGNOL, L. et M., HAÏCOUR & PIQUEPAILLE, 1984). Il existe aussi quelques variations dans la teinte des pièces florales. Les fleurs qui présentent des portions plus ou moins rouges sont portées par les R.P. dont les rachis sont eux-mêmes très riches en anthocyane.

Pollen

L'ornementation de l'exine qui est scabre, tectée, à columelles en bâtonnets et non réticulée (BANCILHON, 1971), est très constante chez les nombreux individus que nous avons examinés. Cependant, il existe une variation du nombre de colpi, 4 ou 5 selon les taxons observés (Pl. 2).



Pl. 2. — **Pollen de *Phyllanthus urinaria* L.**, en MeB (vue apicale) : **a**, grain ellipsoïdal colpore, à 4 colpi chez les taxons à 50 chromosomes ; **b**, grain à 5 colpi caractérisant les taxons à 100 chromosomes.

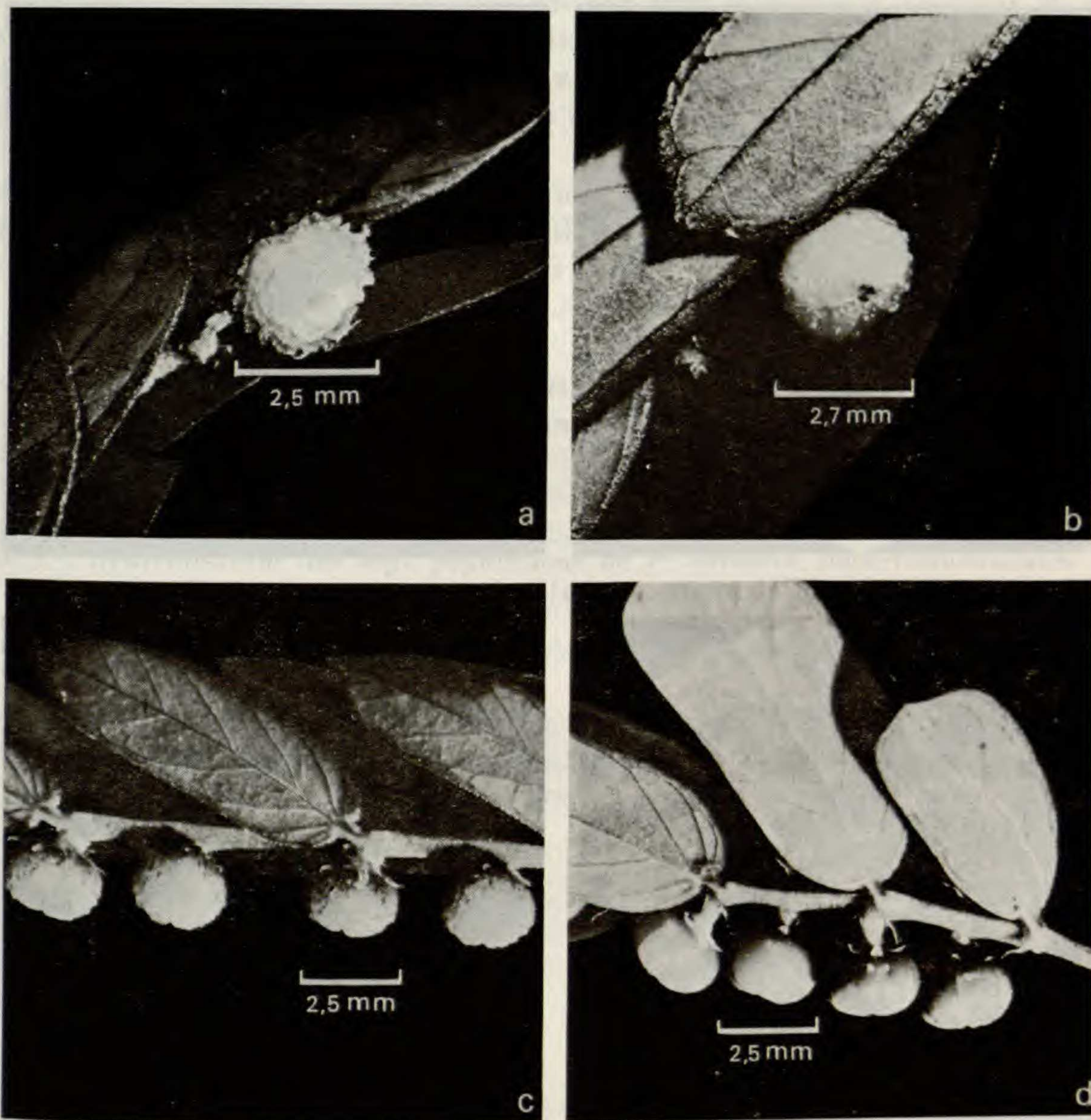
Fruits

Les fruits sont des capsules à paroi mince qui éclatent brusquement, lorsqu'ils arrivent à maturité, sous l'effet de la moindre dessiccation. Leur ornementation est très variable. Alors que pour l'ensemble des *Phyllanthus*, WEBSTER (1956, 1957, 1958) rapporte que l'ornementation des fruits ne permet pas d'établir un classement, nous considérons, dans le cas précis du *P. urinaria*, que l'existence de ce polymorphisme très important a évidemment valeur taxonomique. On distingue 4 types principaux :

- des fruits très écailleux, à écailles pileuses ou non et à bases plus ou moins coalescentes (Pl. 3, a) ;
- des fruits écailleux, à écailles moins nombreuses que dans le cas précédent, plus ou moins espacées et plus ou moins charnues (Pl. 3, b) ;
- des fruits rugueux, à mamelons plus ou moins saillants (Pl. 3, c) et enfin des fruits lisses (Pl. 3, d).

Graines

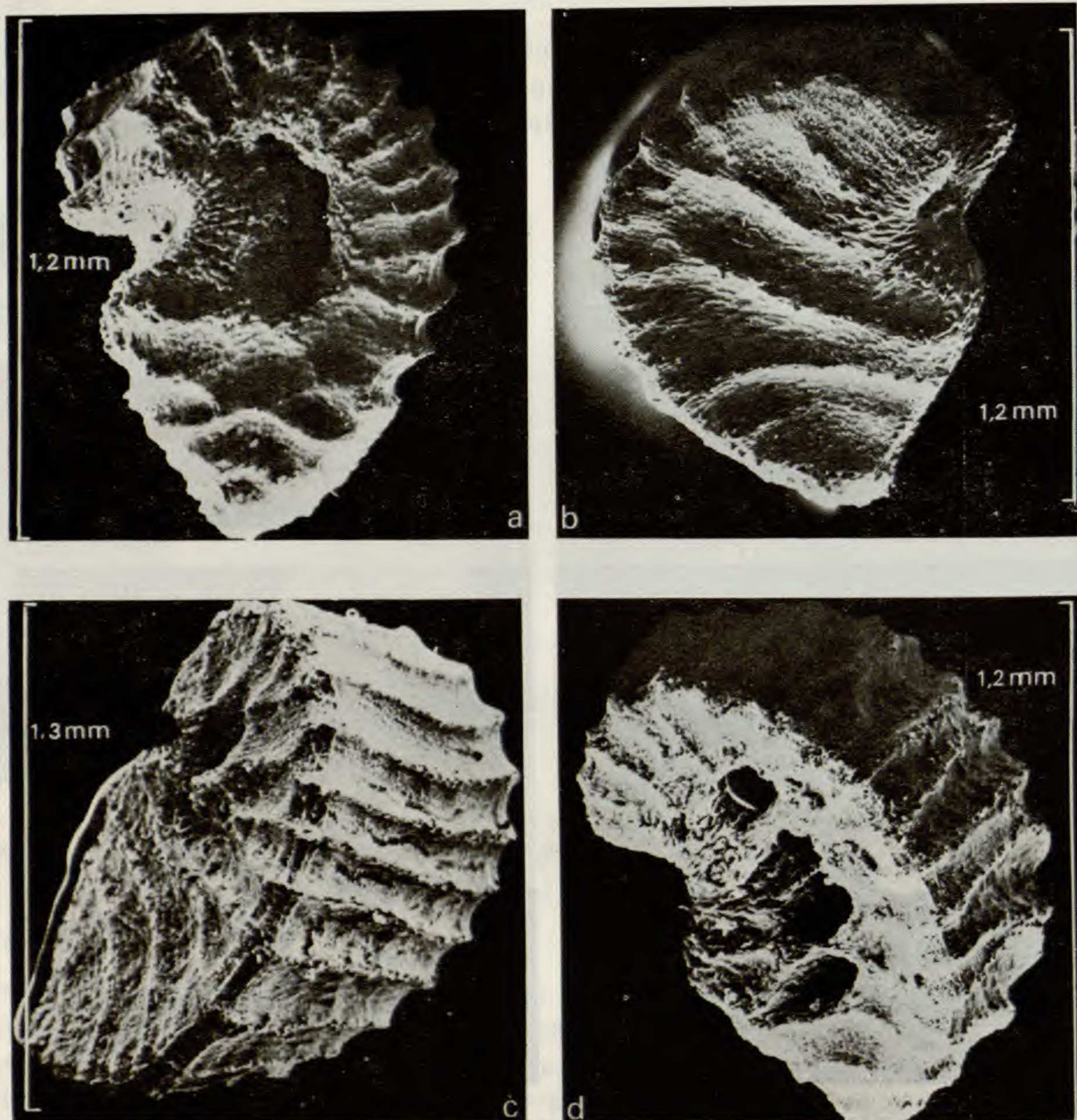
Les semences de *P. urinaria* présentent un caractère commun qui les différencie des graines des autres *Phyllanthus* herbacés : leur face dorsale est ornée de rides transversales. On peut observer aussi à leur propos des différences. Certaines plantes possèdent



Pl. 3. — *Phyllanthus urinaria* L. : quatre principaux types de fruits : **a**, très écailleux ; **b**, écailleux ; **c**, rugueux à mamelons peu saillants ; **d**, lisses.

des graines dont le hile est gros, se présentant comme une déchirure sur l'arête placentaire ; les ornements sur les faces latérales de la graine sont dissymétriques (Pl. 4, *a*) ; les plantes porteuses de ce type de graines sont appelées Spirales (S). D'autres présentent des graines dont le hile est assez arrondi ; elles possèdent sur les faces latérales de la semence des ornements orientés de façon rayonnante à partir du hile (Pl. 4, *b*). Ces plantes sont appelées radiaires (R) (NOZERAN, BANCILHON-ROSSIGNOL & HAÏCOUR, 1978).

En outre, les graines peuvent posséder une ou des cavités ou fovéoles sur leurs faces latérales. Les graines (S) possèdent le plus souvent une fovéole d'importance variable selon les taxons (Pl. 4, *a, c*) ; tandis que les graines (R) peuvent soit en présenter de 2 à 4 (Pl. 4, *d*), soit en être dépourvues (Pl. 4, *b*).



Pl. 4. — *Phyllanthus urinaria* L. : divers types de graines : **a**, graine spiralée (S) à 1 grande fovéole en croissant ; **b**, graine radiaire (R) sans fovéole ; **c**, graine spiralée (S) à 1 petite fovéole ronde ; **d**, graine radiaire (R) à 3 fovéoles.

3. VARIATION DE LA GARNITURE CHROMOSOMIQUE ET LIAISON AVEC CERTAINES DONNÉES PALYNOLOGIQUES

On trouve dans la littérature un certain nombre d'informations concernant les numérations chromosomiques de *Phyllanthus urinaria*. Mis à part CHUANG & al. (1963) qui rapportent la présence de 14 chromosomes, il existe une série de dénombrements variant, pour cette espèce, de 48 à 52 chromosomes (WEBSTER & ELLIS, 1962 ; RAGHAVAN, 1957 ; RAGHAVAN & ARORA, 1958 ; ROUX, 1968 ; DATTA, 1967 ; CHAMPAULT, 1970 ; MANGENOT, G., BANCILHON & MANGENOT, S., 1977). Cependant toutes les populations naturelles que nous avons étudiées depuis 1978 présentent soit 50, soit 100 chromosomes.

Ces derniers comptages ont été effectués par M^{me} MANGENOT, puis par M. KÜPPER; enfin M. FAVARGER a confirmé ces observations.

Nous considérons en accord avec MANGENOT, G., BANCILHON & MANGENOT, S., (1978) que les individus à 50 chromosomes sont des diploïdes, et ceux à 100 des tétraploïdes à $x = 25$.

On constate par ailleurs qu'il existe une relation étroite entre le nombre de colpi présents sur les grains de pollen et le nombre de chromosomes chez tous les individus étudiés à ce propos. Le pollen des diploïdes possède 4 colpi, le pollen des tétraploïdes, y compris ceux que nous avons obtenus expérimentalement à l'aide de la colchicine, en possède 5 (Pl. 2).

Les diverses données énumérées ci-dessus permettent, en première approche, de caractériser les divers morphotypes rencontrés dans l'étude du polymorphisme de ce *Phyllanthus* (Tableau 1).

TABLEAU 1 : Symbolisation des sept populations de *P. urinaria* nord-vietnamiennes étudiées, et divers caractères qualitatifs permettant de les identifier.

POPULATIONS	PORT	ORNEMENTATION DU FRUIT	ORNEMENTATION DE LA GRAINE	2n =	ORIGINE
P ₁	dressé buissonnant	écailleux, à écailles charnues	Radiaire sans fovéole	100	Hanoï
P ₂	dressé robuste	rugueux	Radiaire 3 fovéoles	50	Along
P ₃	dressé buissonnant	écailleux	Spiralée 1 fovéole petite et ronde	100	Along
P ₆	± rampant	lisse	Radiaire sans fovéole	50	Tam Dao
P ₇	dressé ± touffu	écailleux	Spiralée 1 fovéole petite et ronde	100	Tam Dao
P _{8b} = P ₈	dressé floraison très exacerbée	très écailleux	Spirallée 1 fovéole grande en croissant	50	Hanoï
P ₁₄	dressé	rugueux	Radiaire 3 fovéoles	50	Cuc Phuong

II. PREMIER ESSAI DE CLASSIFICATION

L'ensemble des considérations morphologiques ci-dessus énumérées nous conduit à distinguer, chez *P. urinaria*, deux sous-ensembles (R) et (S). Dans chacun d'eux, il existe

des diploïdes et des tétraploïdes, ce qui permet de constituer 4 unités systématiquement distinctes : 50 R, 50 S, 100 R et 100 S.

L'unité 50 R paraît être hétérogène car elle est constituée de populations morphologiquement différentes.

III. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES DIFFÉRENTS PHÉNOTYPES DE *P. URINARIA*

En ce qui concerne les nombreux individus que nous avons étudiés à Orsay, il ressort que ceux provenant du Sud-Est asiatique (Nord Viet-Nam) présentent entre eux des différences parfois très grandes, alors qu'elles sont peu importantes entre ceux provenant des autres régions du monde (Afrique, Amérique du Sud, Caraïbes...).

L'examen des échantillons de l'herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris confirme cette première observation. Le polymorphisme maximum de l'espèce — qui s'exprime par la présence simultanée, sur le même territoire, de populations 50 S, 100 S, 50 R, 100 R — n'existe qu'en Inde, en Chine et au Nord du Viet-Nam. Cette aire où les Spirales sont proportionnellement les plus nombreux, est considérée comme « l'épicentre » de la diversification.

A la périphérie, la proportion des Spirales diminue pour enfin céder la place aux Radiaires à Ceylan, en Insulinde, à Haïnan, au Japon par exemple. Les diverses populations échantillonnées par NOZERAN au nord de la République démocratique du Viet-Nam, rassemblent la presque totalité du polymorphisme détecté chez cette espèce. Lorsqu'on s'éloigne du territoire d'origine, on observe un gradient de présence des populations 50 R qui possèdent des fruits mamelonnés et des graines à 3 ou 4 fovéoles, par rapport aux autres types morphologiques. Enfin, dans les régions d'Afrique et d'Amérique où *P. urinaria* a été introduit, on trouve exclusivement ce dernier type d'individu.

IV. PREMIERS ENSEIGNEMENTS TIRÉS DE L'ANALYSE MORPHOLOGIQUE

L'étude des phénotypes montre qu'il existe un important polymorphisme chez *P. urinaria*.

Nos observations ont permis de dégager deux caractères majeurs, dont la variation est discontinue. Il s'agit d'une part, de la configuration du hile des graines, à laquelle est lié l'aspect des côtes ornementales des faces latérales des semences qui permet de distinguer les taxons R et S, d'autre part, du nombre de colpi présents sur les grains de pollen auquel est corrélé le nombre de chromosomes qui différencie les taxons à 50 et ceux à 100 chromosomes. Chaque taxon peut donc être classé dans l'une des unités suivantes, 50 R, 50 S, 100 R, 100 S, qui présentent entre elles d'incontestables solutions de continuité.

La variabilité observée chez les différents taxons qui résulte évidemment d'une importante diversification est en fait très « structurée ». En effet, quelle que soit leur situation géographique, les différentes populations de *P. urinaria* sont constituées d'individus morphologiquement homogènes. Ceci est la traduction d'une assez forte homozygotie pour les

caractères morphologiques étudiés dans chaque population. Elle découle du mode présumé de constitution de ces populations, dans lesquelles les autofécondations et les croisements consanguins ont certainement une grande importance (HAÏCOUR & MONTFORT, 1983). Contrastant avec cette forte homogénéité au sein d'une même population, on trouve dans le Sud-Est asiatique une juxtaposition de populations pouvant être morphologiquement très différentes. L'existence et le maintien de cette diversification sur le territoire d'origine ne peut s'expliquer que par l'établissement d'obstacle(s) entre individus fondateurs des populations, leurs descendance évoluant dès lors indépendamment les unes des autres.

Par contre, dans d'autres régions (Afrique, Amérique) probablement nouvellement colonisées, il est parfois difficile de distinguer les diverses populations qui ne peuvent être caractérisées qu'à l'aide de tests quantitatifs. Dans ce cas, les caractères foliaires sont très discriminants et corrélés, comme nous le verrons, avec certains facteurs écologiques.

Si, en accord avec WEBSTER (1956, 1957, 1958), on considère comme probable que le centre d'origine se trouve dans la zone où subsiste encore une importante variabilité phénotypique, on peut en déduire, en particulier, que l'extension de l'espèce ne s'est faite qu'à partir de certains taxons. Il est manifeste que la souche migratrice est issue de l'unité 50 R, puisque la grande majorité des taxons rencontrés hors du centre d'origine appartiennent à cette unité.

(à suivre)

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON, H., 1891. — *Dictionnaire de Botanique*, 3, Éd. Hachette, 756 p., Paris.
- BAILLON, H., 1894. — *Traité de Botanique médicale phanérogamique*, 2, Éd. Hachette, Paris.
- BALLY, P., 1937. — Native medicinal poisonous plants of East Africa. *Kew Bull.* : 14.
- BANCILHON, L., 1969. — Étude expérimentale de la morphogenèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12^e sér., 10 : 127-224.
- BANCILHON, L., 1971. — Contribution à l'étude taxonomique du genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées). *Boissiera* 18 : 1-81.
- BANCILHON, L., 1972. — Action des feuilles sur le système vasculaire des rameaux plagiotropes au travers de quelques espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes. *Phytomorphology* 22 : 181-184.
- BOUQUET, A., 1969. — Féticheurs et médecines traditionnelles du Congo (Brazzaville). *Mém. O.R.S.T.O.M* 36 : 121-122.
- CHAMPAULT, A., 1970. — Étude caryosystématique et écologique de quelques Euphorbiacées herbacées et arbustives africaines. *Bull. Soc. Bot. France* 117 : 137-168.
- CHUANG, T. I., CHAO, C. V., HU, W. W.I. & KWAN, S. C., 1963. — Chromosome numbers of the vascular plants of Taïwan. *Taiwania* 1 : 51-66.
- DATTA, N., 1967. — In IOPB chromosome numbers reports XII. *Taxon* 16 : 341-350.
- DE LANESSAN, J. L., 1885. — *Les plantes utiles des colonies françaises*, Paris.
- DECARY, R., 1966. — Les emplois des Euphorbiacées malgaches. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 13 : 467-473.

- HAÏCOUR, R., 1971. — *Premières investigations à propos de propriétés antibiotiques, mises en évidence chez certains Phyllanthus (Euphorbiacées)*. D.E.A. Amélioration des plantes, Faculté des Sciences, Orsay, 45 p. ronéotées.
- HAÏCOUR, R., 1975. — Premiers éléments d'identification biochimique des principes antibactériens d'extraits du *Phyllanthus urinaria* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 280, sér. D : 1789-1792.
- HAÏCOUR, R. & MONTFORT, S., 1983. — Croisements entre diverses populations de *Phyllanthus urinaria* L. Hétérosis et barrières reproductives. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 130, Lettres bot., (1) : 43-55.
- HOLM-NIELSEN, L. B., 1979. — *Comments on the distribution and Evolution of the genus Phyllanthus (Euphorbiaceae)*, *Tropical Botany*, Academic Press : 277-285.
- LEANDRI, J., 1958. — Euphorbiacées. I. *Flore de Madagascar et des Comores*, 209 p., Paris.
- MANGENOT, G., BANCILHON, L. & MANGENOT, S., 1977. — Caryologie du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae, Phyllanthoideae). *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12^e sér., 18 : 71-116.
- MANGENOT, G., BANCILHON, L. & MANGENOT, S., 1978. — Un nouveau nombre chromosomique dans le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *Rev. Cytol. Biol. Végét., Bot.* 1 : 105-113.
- NOZERAN, R. & HAÏCOUR, R., 1974. — Mise en évidence d'une activité antibactérienne chez de *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *C. R. Acad. Sc. Paris* 178, sér. D : 3219-3222.
- NOZERAN, R., BANCILHON-ROSSIGNOL, L. & HAÏCOUR, R., 1978. — Une espèce rudérale en cours de diversification : *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae). *Revue Gén. Bot.* 85 : 201-210.
- PLANCHON, G. & COLLIN, E., 1896. — *Drogues simples d'origine végétale*, 1, Éd. Doin, Paris., 342 p.
- RAGHAVAN, R. S., 1957. — Chromosome numbers in indian medicinal plants. *Proceed. Indian Ac. Sc. Bot.* 45 : 294-298.
- RAGHAVAN, R. S. & ARORA, C. M., 1958. — Chromosome numbers in indian medicinal plants. II. *Proceed. Indian. Ac. Sc. Bot.* 47 : 352-358.
- ROSSIGNOL, L. & M., HAÏCOUR, R., PIQUEPAILLE, P., 1984 — Le phénotype moyen des unités systématiques de la sous-section « *Urinariae* » du genre *Phyllanthus*. *Can. J. bot.* 62 (sous presse).
- ROUX, J., 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes ; le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 12^e sér., 9 : 109-256.
- TERRAC, M. L., 1947. — *Contribution à l'étude des plantes médicinales de Madagascar, de la Réunion de l'Ile Maurice*. Thèse Doctorat d'Université, Paris.
- VIDAL, J., 1959. — Noms vernaculaires des plantes en usage au Laos. *Bull. de l'École Française d'Extrême-Orient* 49 (2) : 435-608.
- WEBSTER, G. L., 1956-1957-1958. — A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. *J. Arnold Arbor.* 37 : 91-122, 217-268, 340-359 ; 38 : 51-80, 170-198, 295-373 ; 39 : 49-100, 111-212.
- WEBSTER, G. L. & ELLIS, J. R., 1962. — Cytotaxonomic studies in the Euphorbiaceae, subtribe *Phyllanthinae*. *Amer. J. Bot.* 49 : 14-18.